ПАРАЗИТОЛОГИЯ, I, 1, 1967

УДК 576.895.10

О ЦИРКУЛЯЦИИ ГЕЛЬМИНТОВ В СИСТЕМЕ ХИЩНИК—ЖЕРТВА НА ПОБЕРЕЖЬЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

М. И. Смирнова

Лаборатория зоологии Биологического института
Казанского государственного университета

Изучение путей циркуляции гельминтов и их взаимоотношений в различных биоценозах — сравнительно новое направление экологической паразитологии, дальнейшее развитие которого представляет не только теоретический, но и большой практический интерес. Условия и особенности развития одних и тех же паразитов в различных биоценозах обычно бывают неодинаковыми в связи с различием видового состава и биоценотических связей между отдельными их членами.

Начало глубокого и разностороннего исследования паразитофауны биоценозов было положено в 30-х годах основоположником экологического направления в паразитологии В. А. Догелем и его школой. Методологическая установка этого направления (Догель, 1927, 1933 и др.) — изучение зависимости паразитофауны от изменений внешних условий, окружающих хозяина, и от изменений его физиологического состояния. Цель этого направления — раскрытие закономерностей, которые позволили бы, объясняя изменения, происходящие в паразитофауне, предвидеть, какие сдвиги в ней могут произойти при том или ином изменении окружающих условий и научно обосновать меры борьбы с паразитарными заболеваниями.

Широкие комплексные эколого-паразитологические исследования сложных процессов циркуляции паразитов в биоценозах проводились в нашей стране акад. Е. Н. Павловским и его школой. Эти исследования послужили основой для создания учения о природной очаговости трансмиссивных болезней, имеющего огромное теоретическое и практическое значение (Павловский, 1939, 1940, 1946, 1954 и др.). Сравнительно недавно изучением циркуляции гельминтов в биоценозах различных типов пресных водоемов занимался Вишневский со своими сотрудниками (Wisniewski, 1955, 1958) в Польше.

Независимо от работ Вишневского работы, аналогичные по целевой установке и содержанию, были выполнены также в СССР Э. А. Зеликман (1950, 1955) и М. Н. Голиковой (1961). Зеликман исследовала развитие трематод на всех фазах их жизненного цикла среди животных литорали Кандалакшского залива Белого моря. Голикова изучала пути циркуляции паразитов в биоценозах двух небольших водоемов Калининградской обл. Исследование, посвященное выяснению путей циркуляции гельминтов в биоценозе среднего течения Северского Донца, проведено также Н. Н. Шевченко (1965).

Особый интерес представляет изучение гельминтофауны животных — членов биоценоза на побережье вновь создающихся водохранилищ, когда нарушаются сложившиеся ценотические связи и формируются новые биологические комплексы. Это и послужило одной из причин постановки работ по изучению гельминтофауны на побережье Куйбышевского водохранилища. Работа наша входит в комплекс обширных биоценологических исследований, проводимых сотрудниками лаборатории зоологии Биологического института Казанского государственного университета.

При паразитологических исследованиях наше внимание было направлено главным образом на изучение видового состава гельминтов у некоторых количественно преобладающих позвоночных животных биоценоза, выявление доминантных видов паразитов, установление их циркуляции среди членов биоценоза и изменение гельминтофауны животных в зависимости от плотности популяций хозяев, их мест обитания, возраста и сезона года. Кроме того, была поставлена задача выявить роль животных — носителей гельминтов в распространении некоторых гельминтозов среди домашних, охотничье-промысловых животных и человека.

Исследования были начаты весной 1964 г. на территории Сараловского участка Волжско-Камского государственного заповедника. Первой задачей было установление основного состава животного населения конкретного ценоза и выявление ведущих его сочленов, преобладающих количественно и могущих играть существенную роль в распространении паразитов. Параллельно с этим устанавливались и все существующие биоценотические связи между его членами. В первый период исследования мы выбрали систему хищник—жертва, учитывая, что циркуляция эндопаразитов осуществляется при трофических связях животных-хозяев.

Методом полных гельминтологических вскрытий обследованы 101 экз. хищных млекопитающих (см. таблицу) и 451 экз. мышевидных грызунов 4 видов (лесная мышь — *Apodemus sylvaticus*, желтогорлая мышь — *A. flavicollis*, европейская рыжая полевка — *Crethrionomys glareolus* и обыкновенная полевка — *Microtus arvalis*). Кроме того, были обследованы 218 амфибий 3 видов (озерная лягушка — *Rana ridibunda*; прудовая лягушка — *R. esculenta*, чесночница — *Pelobates fuscus*) и 18 ужей (*Natrix natrix*) для выяснения их участия в циркуляции гельминтов.

Гельминтофауна обследованных хищных млекопитающих представлена 4 классами паразитических червей (см. таблицу). Основное ядро ее составляют нематоды, из которых наиболее распространенными паразитами хищных млекопитающих оказались *Toxascaris leonina*, *Toxocara canis*, *Trichinella spiralis*, *Uncinaria stenocephale* и *Crenosoma vulpis*.

Нематоды отряда *Ascaridata*, обнаруженные у лисиц, развиваются в основном прямым путем, без смены хозяев. Установлено (Sprent, 1959; Matoff u. Wassileff, 1958), что в их распространении могут принимать участие и резервуарные хозяева — мелкие грызуны, в результате чего

Степень заражения хищных млекопитающих разными классами паразитических червей

Вид	Количество вскрытий	Количество зараженных животных [1]			
		трематодами	цестодами	нематодами	скребнями
Лисица (*Vulpes vulpes*)	46	11 (24)	10 (21.7)	45 (97.8)	
Енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*)	24	4 (16.6)	6 (25)	8 (33.3)	
Американская норка (*Mustela vison*)	29	10 (34.4)	—	1 (3.4)	
Барсук (*Meles meles*)	2	—	1 экз.	2 экз.	1 экз.
Всего	101	25 (24.7)	17 (16.8)	56 (55.4)	1 экз.

---

[1] Числа в скобках — процент заражения.

личинки и молодые формы аскарид обнаруживались зимой. Однако массовое заражение лисиц аскаридами несомненно происходит в весенне-летний период, когда молодняк и взрослые особи находятся в норах. Нам удалось вскрыть 6 лисят, добытых в норе в возрасте до 1 мес. Все они оказались зараженными половозрелыми аскаридами в количестве от 1 до 3 экз. По-видимому, заражение их этими паразитами происходит в первые дни жизни.

Для лисиц и енотовидных собак района исследования установлена высокая степень заражения мышечной формой *Trichinella spiralis*. Наиболее частыми местами локализации личинок были дистальные концы скелетной мускулатуры, ножки диафрагмы и корень языка. Эти плотоядные представляют серьезную опасность как источник инвазии домашних животных и человека. Факт заражения в обследованном участке группы людей непосредственно от мяса диких плотоядных животных уже имел место (Смирнова и Бритов, 1966).

Весьма распространенный гельминт *Uncinaria stenocephala* найден в тонких кишках лисиц, енотовидных собак и барсуков. Петров и Дубницкий (1950) экспериментально установили, что лисицы могут заражаться унцинариями двумя путями: перорально — при проглатывании инвазионных личинок вместе с кормом или водой — и перкутанно — при активном проникновении инвазионных личинок через кожные покровы зверей. Унцинарии встречались в течение круглого года, однако инвазия ими зимой и весной была значительно слабее. Трудно сказать, может ли иметь место заражение унцинариями в зимний период или хищники заражаются ими только летом.

Что касается легочного паразита лисиц — *Crenosoma vulpis*, то он оказался довольно распространенным на побережье и был найден в бронхах лисиц всех возрастов. По данным Ветцеля и Мюллера (Wetzel u. Müller, 1935), цикл развития их происходит при участии промежуточных хозяев — наземных моллюсков.

По числу видов и степени заражения у енотовидных собак на втором месте стоят цестоды. Высокая степень заражения хищных ленточными червями объясняется преимущественно питанием их рыбой и полевками, которые могут быть промежуточными хозяевами цестод. Из цестод наиболее часто встречаются *Diphyllobothrium latum*, *Tetratirotaenia polyacantha* и *Taenia crassiceps*. Все они, обнаруженные в тонком кишечнике лисиц, енотовидных собак и барсуков, имеют сложный цикл развития.

Жизненный цикл широкого лентеца идет с двумя промежуточными хозяевами (первый — веслоногие рачки, второй — рыбы). В условиях водохранилища плероцеркоиды *Diphyllobothrium latum* были обнаружены у щук, которые, видимо, и являются основными вторыми промежуточными хозяевами. Цикл развития тениид происходит с одним промежуточным хозяином — грызунами. Таким образом, основной источник питания хищников — рыбы и полевки — был одновременно и источником заражения их ленточными червями.

У лисиц преобладание сосальщиков над ленточными червями (см. таблицу) достигается за счет *Alaria alata*, широко распространенного паразита лисиц и енотовидных собак. Высокая степень заражения им лисиц и енотовидных собак объясняется, по-видимому, питанием этих хищников амфибиями, которые могут быть вторыми промежуточными хозяевами *A. alata*. Так как метацеркарии этой трематоды на побережье найдены только у чесночниц, у 5 из 135 обследованных (3.7%), данный вид амфибий вследствие большой численности и служит вторым промежуточным хозяином трематоды в районе исследования.

Скребни — редкие паразиты хищных млекопитающих. Один вид их (*Macracanthorhynchus catulinus*) найден только у барсука. За последние 2 года скребни не встречались.

Молодые и взрослые звери на побережье находятся в одинаковых экологических условиях, имеют однородный состав кормов, за исключением первых месяцев жизни сеголетков, и заражены одними и теми же видами гельминтов. Существенных колебаний в заражении хищников гельминтами в разные периоды года не установлено. Интересно, что у енотовидных собак весной после выхода зверей из нор наблюдалось почти полное отсутствие или значительное снижение интенсивности инвазии их червями (исключение составляет мышечная форма *Trichinella spiralis*, инвазия которой иногда достигала 568 экз. в 1 г мышц). Это объясняется, по-видимому, естественной гибелью кишечных паразитов, а также частичной дегельминтизацией животных зимой в период пониженной активности.

Гельминтофауна грызунов представлена в общем обычными видами трематод, цестод и нематод. Для мышевидных грызунов на побережье Куйбышевского водохранилища, как и для хищных, характерно преобладание в их гельминтофауне круглых и ленточных червей.

Из круглых червей наиболее распространенными паразитами оказались обнаруженные у всех 4 видов обследованных грызунов *Heligmosomum polygyrum* и *Syphacia obvelata* с прямым циклом развития. Массовое заражение ими зверьков зависит от образа жизни и питания. Основной корм мышевидных грызунов составляют зеленые части растений, семена древесных и кустарниковых пород, особенно желуди и орехи (погрызы мы часто наблюдали в местах поимки зверьков). В связи с этим грызуны имеют тесный контакт с почвой и заражены большим количеством видов гельминтов с прямым циклом развития.

Из ленточных червей в кишечнике грызунов обнаружены *Skrjabinotaenia lobata*, *Catenotaenia pusilla* и *Hymenolepis diminuta*. Все эти черви развиваются при посредстве промежуточных хозяев — панцирных клещей и жуков. Одновременно с растительной пищей в организм зверьков могут попадать и промежуточные хозяева этих цестод, например панцирные клещи — переносчики аноплоцефалид. В результате все виды грызунов в той или иной степени заражены взрослыми цестодами, причем лесная мышь в большей степени, чем остальные.

В обследованных грызунах обнаружены также личиночные формы цестод, дальнейшее развитие которых протекает в хищниках. Значительно чаще встречается личиночная форма *Hydatigera taeniaeformis*. Стробилоцерки встречены на печени у 5 лесных мышей, 1 желтогорлой и 1 обыкновенной полевки. Хотя мы не нашли взрослых *H. taeniaeformis* у исследованных нами хищных млекопитающих, однако раньше у лисиц Татарии она регистрировалась А. А. Троицкой (1960). Кроме *H. taeniaeformis*, у обыкновенных полевок на побережье обнаружены личинки еще 3 видов — *Taenia crassiceps*, *T. hydatigena*, *Tetratirotaenia polyacantha*, заканчивающих свое развитие у хищников.

У лесной мыши и европейской рыжей полевки, регулярно питающихся, помимо растительной пищи, еще и насекомыми, количество гельминтов, развивающихся при посредстве промежуточных хозяев, значительно больше, чем у преимущественно растительноядных грызунов — желтогорлой мыши и обыкновенной полевки. Лесная мышь по сравнению с желтогорлой более пластична и обитает в сосновых и широколиственных лесах. Часто встречается в береговых зарослях водоемов. Пища ее разнообразнее, отчего и зараженность гельминтами, развивающимися при посредстве промежуточных хозяев, выше, чем у желтогорлой мыши. Кормом для желтогорлой мыши служат преимущественно семена широколиственных пород. Рыжая полевка питается зелеными частями многих видов. Основу зеленой массы в большинстве местообитаний составляют ягодные кустарники и примесь разных видов разнотравья. Скуднее рацион обыкновенной полевки. Нами она добывалась в основном на открытых луговых пространствах, сохранившихся незатопленными после образования водохранилища, и в лесных стациях. Несомненно, контакт с промежуточными хозяевами — клещами, жуками — в лесу больше, нежели в открытой местности.

Сосальщики у мышей и полевок встречаются очень редко, так как заражение ими последних происходит через поедание промежуточных хозяев (моллюски, насекомые). Единичные экземпляры сосальщиков (*Plagiorchis muris*) найдены в тонком кишечнике только у 3 лесных мышей.

На основании наших данных, гельминтофауну мышевидных грызунов побережья Куйбышевского водохранилища можно охарактеризовать как нематодно-цестодную, основными членами которой будут *Heligmosomum polygyrum*, *Syphacia obvelata*, *Skrjabinotaenia lobata*, *Catenotaenia pusilla* и *Hymenolepis diminuta*.

Соотношение экстенсивности заражения гельминтами окончательных и промежуточных хозяев — членов биоценоза побережья Куйбышевского водохранилища — подтверждает известный из литературы вывод: экстенсивность заражения промежуточных хозяев обычно значительно ниже, чем окончательных (Wisniewskii, 1958; Гинецинская, 1959; Голикова, 1961, и др.). Так, заражение второго промежуточного хозяина — *Pelobates fuscus* — метацеркариями *Alaria alata* на побережье составляет 3.7, а окончательных — 21.4%.

Из приведенных материалов вытекает, что характер питания и состав пищи в значительной мере определяют состав паразитофауны животного. Обнаружение у большинства хищных *A. alata*, *Diphyllobothrium latum*, *Taenia crassiceps*, *Tetratirotaenia polyacantha* и у грызунов *Skrjabinotaenia lobata*, *Catenotaenia pusilla*, *Hymenolepis diminuta* лишний раз подтверждает ранее приводимые выводы других авторов о преимущественном питании исследованных хищников рыбой, амфибиями и мышевидными, а грызунов — насекомыми.

Анализ результатов работы показывает, что особенности абиотических и биотических факторов района исследования оказывают значительное влияние на гельминтофауну и ее циркуляцию в биоценозе. Прежде всего на ее формирование оказывает влияние само водохранилище. Обследованный участок характеризуется несколько меньшим видовым разнообразием гельминтов по сравнению с гельминтофауной его до затопления. Специальных исследований по паразитофауне этих позвоночных животных на месте нынешнего водохранилища не проводилось. Имеются лишь фрагментарные данные, свидетельствующие о меньшей зараженности луговых зайцев, чем пойменных (Попов и др., 1954); о возрастании видового состава паразитических червей американских норок в пойме (Попов, 1949) и о находках *Opistorchis felineus* и *Multiceps multiceps* у енотовидных собак в районе будущего водохранилища (Ю. Попов, 1951; Евдокимова, 1954; Троицкая, 1960). В наших материалах эти опасные для человека и животных паразиты отсутствовали. По-видимому, это следует объяснить выпадением некоторых звеньев в их цикле развития: снижением численности первого промежуточного хозяина *Opistorchis felineus* моллюска *Bithynia leachi* и удаленностью района исследования от мест выпаса скота — промежуточного хозяина *Multiceps multiceps*.

Пойменные участки по своим условиям более или менее приближаются к стоячим водоемам. Такие участки и заливы характеризуются сильным развитием водной растительности, обильной фауной беспозвоночных. Из позвоночных здесь особенно многочисленны амфибии и рыбы; эти водоемы часто посещаются и более доступны для млекопитающих. Характерная экологическая черта района исследования в настоящее время, резко отличающая его от прежних пойменных участков, заключается в бедности кормовой базы, видового состава и численности некоторых позвоночных и беспозвоночных животных, трофически связанных друг с другом и оказывающих влияние на циркуляцию гельминтов биоценоза.

Водохранилище характеризуется значительным водным пространством, сильным волновым прибоем, подвижностью не только самой водной среды, но и грунта, размываемого и сносимого водой (особенно волжских берегов), в связи с чем создается неустойчивый субстрат, малопригодный для обитания многих организмов, свойственных стоячим водоемам, и прежде всего водной растительности, служащей субстратом и пищей для животных.

При сравнении наших данных с соответствующими литературными источниками была выяснена зависимость состава паразитофауны от экологических условий мест обитания хозяев. Так, жизненный цикл трематоды *Alaria alata* на побережье Куйбышевского водохранилища в отличие от других географических районов имеет свои особенности.

В дельте Волги основным вторым промежуточным хозяином метацеркарий служит озерная лягушка, экстенсивность заражения которой ими достигает 93.9%, интенсивность — до 1000 экз. (Дубинина, 1950). В Харьковской обл. озерная лягушка очень слабо заражена метацеркариями *A. alata* — экстенсивность ее заражения равна 0.5% при интенсивности до 5 экз. Высокая степень зараженности ими установлена в этом районе для чесночницы — 54.8%, интенсивность 53 экз. В окрестностях Киева зараженность чесночницы равна 50, в дельте Дуная — 59.9%. У нас на побережье вторым промежуточным хозяином метацеркарий *A. alata* также была чесночница, а озерная и прудовая лягушки вообще лишены их. Наоборот, в Калининградской обл. (Голикова, 1961) второй промежуточный хозяин *A. alata* — прудовая и травяная лягушки. У чесночницы в этом районе метацеркарии *A. alata* не обнаружены.

Анализ этого факта показывает, что жизненные циклы различных популяций определенного вида гельминта в пределах ареала могут быть не идентичны в связи с его приспособлением к паразитированию на разных фазах развития в различных хозяевах. Это явление, помимо теоретического интереса, имеет и практическое значение. Его необходимо иметь в виду при выяснении жизненных циклов и их изменений у патогенных паразитов в различных частях их ареалов.

Из паразитических червей, найденных у хищников на побережье Куйбышевского водохранилища, 2 вида — *Diphyllobothrium latum* и *Trichinella spiralis* — могут паразитировать и у человека. В результате настоящего исследования на побережье Куйбышевского водохранилища был выявлен природный очаг этих гельминтов, ведущими сочленами которого являются дикие млекопитающие и рыбы.

Предварительные результаты нашей работы показывают, что все обследованные сухопутные животные принимают прямое или косвенное участие в циркуляции гельминтов биоценоза, и есть основание предполагать, что круг этих животных значительно шире установленного. В заключение следует отметить целесообразность дальнейшего продолжения и развития исследований циркуляции паразитов в данном биоценозе.

Литература

Боев С. Н. 1958. О природной очаговости гельминтозов. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 9 : 3—9.

Гинецинская Т. А. 1959. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. II. Влияние экологических факторов на зараженность моллюсков партенитами трематод. Вестн. ЛГУ, 21 : 62—77.

Голикова М. Н. 1961. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области. V. Общий обзор. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 2 : 46—60.

Догель В. А. 1927. Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев. Сборник в честь проф. Н. М. Книповича. М. : 17—43.

Догель В. А. 1933. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 62 (3) : 247—268.

Догель В. А. 1935. Очередные задачи экологической паразитологии. Тр. Петергофск. биол. инст., 15 : 31—48.

Дубинина М. Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (Rana ridibunda Pall.) дельты Волги. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 12 : 300—351.

Евдокимова Л. И. 1954. Материалы к гельминтофауне пушных зверей Татарской АССР. Тр. Казанск. фил. АН СССР, сер. биол., 3 : 227—230.

Зеликман Э. А. 1950. Трематоды как компоненты литорального комплекса моря. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., 2 : 214—230.

Зеликман Э. А. 1955. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива. Автореф. канд. дисс. МГУ.

Павловский Е. Н. 1939. Природная очаговость инфекционных и паразитарных болезней. Вестн. АН СССР, 10 : 98—108.

Павловский Е. Н. 1940. Организм переносчиков как среда обитания передаваемых ими возбудителей. Зоол. журн., 19 (5) : 711—726.

Павловский Е. Н. 1946. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека. Журн. общ. биол., 7 (1) : 3—33.

Павловский Е. Н. 1954. О принципах изучения географии природноочаговых и паразитарных болезней. Матер. по II съезду Географ. общ. АН СССР : 89—118.

Петров А. М. и Дубницкий А. А. 1950. Изучение эпизоотологии унцинариоза серебристо-черных лисиц. Тр. Центр. н.-иссл. лаб. пушного звероводства, 6 : 273—288.

Попов В. А. 1949. Материалы по экологии норки (Mustela vison) и результаты акклиматизации ее в ТАССР. Тр. Казанск. фил. АН СССР, 2 : 1—141.

Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П., Кулаева Т. М., Воронов Н. П., Гагарин В. И., Назарова И. В., Изотова Т. Е., Красовская Л. А. 1954. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС. Тр. Казанск. фил. АН СССР, 3 : 7—217.

Попов Ю. К. 1951. Результаты акклиматизации, экология и хозяйственное значение енотовидной собаки в Волжско-Камском крае. Дисс. Казань.

Смирнова М. И. и Бритов В. А. 1966. Групповое заболевание людей трихинеллезом в Казани. Зоол. журн., 45 (3) : 452—454.

Троицкая А. А. 1960. Гельминтофауна диких пушных зверей Татарской АССР. Тр. Казанск. общ. естествоиспыт., 63 : 335—358.

Шевченко Н. Н. 1965. Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки. Автореф. докт. дисс. Харьков : 3—45.

Matoff K., Wassileff J. 1958. Ueber die Biologie von Toxascaris leonia (Linstow, 1902) Leiper, 1907. Z. Parasitenk., 18 (4) : 271—291.

Sprent I. F. A. 1959. The Life History and Development of Toxascaris leonina (Linst. 1902) in the Dog and Cat. Parasitology, 49 (3—4) : 330—371.

Wetzel R. und Müller F. R. 1935. Die Lebensgeschichte des schachtelhalmförmigen Fuchslungenwurmes Crenosoma vulpis und seine Bekämpfung. Deutsche Pelztierzüchter, 10 : 361—365.

Wisniewski W. 1955. Zagadnienia biocenologiczne w parazytologii. Wiadom. parasitol., 1 : 7—41.

Wisniewski W. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake. Acta Parasitol. Polon., 6 : 1—64.

ON BIOCOENOTIC LINKS OF HELMINTHS OF VERTEBRATE ANIMALS ON THE SHORE OF THE KUIBYSHEV WATER RESERVOIR

M. I. Smirnova

Summary

The paper is the first attempt to study the circulation processes of helminths in biocoenosis over the investigated territory. The data are adduced dealing with the fauna of helminths of some predatory mammals, Muridae, reptiles, amphibians collected within 1964—1966. In all, 101 predators, 451 rodents, 218 amphibians and 18 reptiles were examined. A scheme of parasitic and food links of predators and rodents with various animals on the shore is given.